

## LES SIPHONAPTÈRES ET LEURS HÔTES : RAPPORTS PHYLÉTIQUES, CONVERGENCES ET DÉVIATIONS

PAR

J. C. BEAUCOURNU

Lors du 1<sup>er</sup> Symposium sur la Spécificité parasitaire des Parasites de Vertébrés, Hopkins (1957) avait brossé un excellent tableau des genres de Siphonaptères et de leurs hôtes préférentiels. Beaucoup de travaux sont venus depuis enrichir nos connaissances, particulièrement sur les *Pygiopsyllidae*, mais les grandes lignes en restent valables.

Si des convergences existent entre tel groupe de Puces et tel groupe de mammifères, on ne peut malheureusement pas tracer un arbre évolutif de ces parasites, arbre qui viendrait se superposer à celui de leurs hôtes. Leur origine, leurs particularités morphologiques, écologiques sont déroutantes, souvent d'apparence contradictoire : leur pouvoir d'adaptation est extrême et est toujours présent dans certains genres.

En revanche, leur intérêt biogéographique est indiscutable. La dérive des continents peut s'appuyer entre autres sur la dispersion actuelle de certaines familles de puces ; les « ponts » qui unirent, par exemple, l'Afrique à l'Europe, l'Ancien et le Nouveau Monde sont confirmés, proposés... ou remis en question. Nous ne pourrions en parler ici.

Leur appartenance aux Mécoptéroïdes est, je pense, un fait acquis, et si apparemment il était plus vraisemblable de les relier aux Diptères qu'aux Mécoptères, de nombreux travaux, remarquablement résumés par M. Rothschild (1975) démontrent la haute vraisemblance d'une origine commune entre ces derniers et les Siphonaptères.

Smit (1972) a tenté l'esquisse du portrait de l'hypothétique ancêtre : petite taille, capsule céphalique intégricipit, orthognathe et sessile, pièces buccales montrant des maxilles plus développées que les mandibules, antennes courtes, thorax primitif à segments non modifiés, ailes non développées, pattes non modifiées pour le saut, tarse à cinq articles le dernier portant 2 griffes, un organe sensoriel postéro-dorsal sur l'abdomen, pas de ctenidie ou de formations homologues. Je pense que l'on peut également attribuer à cet insecte un comportement xénophile et détritiphage.

Je voudrais seulement rappeler ici brièvement quelques particularités morphologiques ou écologiques de ces parasites et les problèmes posés par leur spécificité.

### *Adaptations morphologiques :*

Il est bien connu qu'un bon nombre de puces, et la majorité des Familles, se caractérisent par la possession (comme d'autres parasites) de ctenidies, c'est-à-dire de rangées de soies, hautement modifiées et, en particulier, de très forte taille, plus ou moins jointives et rangées parallèlement comme les dents d'un peigne. Elles peuvent se rencontrer en divers points de la capsule céphalique, du thorax ou de l'abdomen. Leur rôle est discuté. Parmi les opinions récentes, Humphries (1967) note une relation directe entre le diamètre du poil de l'hôte et l'écartement des dents de ces « peignes », Traub et Evans (1967), Traub (1980) pensent que les ctenidies sont l'un des éléments de survie pour les espèces à « haut risque » (ayant, par exemple, un hôte volant, planant, sauteur...) en maintenant le parasite

dans la fourrure de l'hôte. Toutefois pour Smit (1972), comme pour Marshall (1980) les ctenidies sont essentiellement à rôle protecteur, rôle de bouclier tendu, par exemple, au-dessus de l'articulation prothoraco-mésothoracique pour la ctenidie prothoracique.

Il semble difficile également de savoir si ces structures sont primitives ou non. Parmi les Familles apparemment anciennes, les *Rhopalopsyllidae* n'en ont pas (à l'exception du genre monotypique *Scoposyllus*) ; les *Pulicidae* en sont dépourvus chez les *Tunginae*, les *Xenopsyllinae* et pratiquement les *Pulicinae*, mais les *Archaeopsyllinae* en ont, de même que la majorité des *Spilopsyllinae* ; les *Hystri-chopsyllidae* en ont toujours et souvent plusieurs à l'exception de 3 genres (sur 45) qui en sont dépourvus. Dans le même ordre d'idée, Smit (*op. cit.*) estime que les *pseudo-setae* du pro- et du mésonotum sont des vestiges de ctenidies et non des annonces de celles-ci comme le pensait Jordan (1947) ; dans le même sens, j'avais noté (1974) chez un exemplaire d'*Atyphloceras*, l'un des genres d'*Hystri-chopsyllidae* sans ctenidie générale, une épine incongrue manifestement implantée à la place du peigne général vraisemblablement perdu. Mais à l'inverse, j'ai observé (1969) chez des *Palaeopsylla* tétérologiques une tendance à revenir au type primitif, type connu par les 2 *Palaeopsylla* de l'Ambre : or cette tendance va vers une diminution de taille et du nombre des dents de la ctenidie !

En dehors des ctenidies, Smit (*op. cit.*) a, avec raison, attiré l'attention sur l'évolution parallèle griffes du tarse et hôte : les griffes par leur forme, le degré de développement de l'allex, leur taille, peuvent à elles seules faire préjuger de l'hôte. *Ceratophyllus lunatus* (*Ceratophyllidae*), seule puce du genre à parasiter un mammifère, toutes les autres vivant dans les nids d'oiseaux, a conservé sa ctenidie pronotale de puce d'oiseau mais a acquis<sup>1</sup> une griffe tarsale conforme à son état. Cette évolution est, paléontologiquement parlant, rapide. *Xenopsylla ramesis*, parasite de gerhilles a donné naissance à *X. cunicularis*, inféodé au lapin de garenne *Oryctolagus cuniculus* : les griffes les séparent aisément. Or je crois avoir pu montrer (1976, 1981) que cette spéciation était « récente », résultant d'un phénomène de capture au moment de l'extinction des Gerhillidés en Péninsule ibérique ou en France : les fossiles récemment connus sont datables du miocène terminal.

Cette corrélation entre le type de griffe et l'hôte va d'ailleurs assez loin puisque, par exemple, Launay (en préparation) montre la convergence extrême entre les griffes des diverses puces du lapin de garenne, ces parasites appartenant à 4 genres et 2 familles différentes.

#### Adaptations écologiques :

Quelques puces sont hautement associées à leurs hôtes par diverses incidences écologiques ou biologiques : *Uropsylla tasmanica* (*Pygiopsyllidae*) passe sur son hôte *Dasyurus* aussi bien sa vie larvaire qu'imaginale ; *Spilopsyllus cuniculi* (*Pulicidae*) est entièrement dépendant pour sa reproduction de celle du lapin de garenne. Mais ces exemples sont, en fait, des exceptions sans grand intérêt phylétique.

Si l'on repart de l'hypothétique pré-siphonaptère « mécoptère-like », diverses gradations d'adaptations sont imaginables :

— le premier degré est certainement la puce nidicole, vies larvaire, nymphale, imaginale à l'exclusion des hrèves incursions sur l'hôte pour le repas sanguin, se passent dans le nid<sup>2</sup>. Ceci concerne toutes les puces d'oiseaux (*Ceratophyllidae*, *Leptopsyllidae*, *Rhopalopsyllidae*, *Pulicidae*...) à l'exception des puces sessiles comme *Echinophaga* ou *Hectopsylla*, mais il s'agit là d'un parasitisme secondaire : l'origine est à rechercher chez des parasites d'hôtes mammifères, Sciuromorphes par exemple pour les 2 premières de ces familles de Siphonaptères. Plus accidentellement, ce caractère nidicole va se rencontrer sporadiquement dans divers genres et éventuellement chez une espèce : *Ctenophthalmus* (*C.*) *bisocodentatus* (*Hystri-chopsyllidae*), parasite de *Talpa europaea*, est nidicole, alors que les espèces voisines n'ont cette tendance que d'une façon nuancée (*C. (C.) agyrtes*, *C. (C.) baeticus*...).

1. Ou plus exactement réacquis, les puces d'oiseaux dérivant de puces de mammifères. *C. lunatus* ayant une répartition boréo-alpine, cela permet de situer à minima le re-passage de ce parasite sur un mammifère.

2. *Sensu lato*, bien entendu, du feutrage épais des nids de passereaux ou de sciuRIDés arboricoles, au sol pulvérisant qui constitue la « litière » de divers mammifères.

— le deuxième degré sera représenté par des puces tout autant présentes sur l'hôte que dans sa litière : *Pulex* semble bien appartenir à ce groupe ; nombre de puces de petits mammifères terrestres également. D'autres espèces, que nous plaçons ici, ont un comportement variable suivant la saison : Launay (1981) a montré que *Xenopsylla cunicularis* (*Pulicidae*) vit sur l'hôte en hiver, mais prévaut en été sur le sol des garennes.

— la troisième étape est représentée par les puces de fourrure : dès la sortie de l'enveloppe nymphale, l'imago gagne son hôte spécifique<sup>1</sup> qu'il ne quittera plus, bien que s'y déplaçant sans cesse : divers parasites de micromammifères terrestres (*Palaeopsylla* (*Hystriehopsyllidae*), *Leptopsylla* (*Lep- topsyllidae*)...), comme tous ceux de chauves-souris (*Ischnopsyllidae*) s'y rangent, semble-t-il.

— Les degrés suivants sont constitués par les puces temporairement ou en permanence fixées (ou sessiles). *Spilopsyllus cuniculi* se fixe, dans les 2 sexes, sur les oreilles du lapin adulte, mais il est mobile sur les juvéniles ; les femelles d'*Echidnophaga*, *Hectopsylla*, *Rhynchopsyllus* (*Pulicidae*), *Vermipsylla*, *Dorcadia* (*Vermipsyllidae*) sont fixées d'une façon permanente à la surface de la peau ; *Neotunga* et *Tunga* (*Pulicidae*) femelles s'incrustent dans le derme de leur hôte : ce sont les puces-chiques.

Là encore, aucun parallélisme ne me semble exister entre le comportement parasitaire et la place de l'hôte dans la classification. Tout au plus relevons que la majorité des puces fixées (temporairement ou non) appartiennent aux *Pulicidae*, ce qui montre par la haute adaptation nécessaire l'ancienneté de la famille. Malheureusement, les hôtes vont des marsupiaux à l'homme, en passant par les chiroptères, les ongulés, les rongeurs, ce qui n'apporte donc rien à notre propos.

#### Spécificité :

Vouloir établir un lien entre l'évolution des Siphonaptères et celle de leurs hôtes par le biais de la spécificité est, trop souvent, voué à l'échec, car celle-ci a été déviée par de multiples facteurs.

Je propose d'examiner :

1. — quelques cas de spécificité phylétique,
2. — les déviations et particulièrement les phénomènes de capture,
3. — la spécificité écologique, qui pourrait représenter un état primitif.

#### 1. — Spécificité phylétique.

Il existe un certain nombre de cas où la concordance est flagrante entre un groupe de parasites et un groupe d'hôtes.

— les *Ischnopsyllidae* sont parasites des chiroptères et je ne connais que deux espèces (*Echidnophaga aethiops* et *Rhynchopsyllus pulex*) d'une autre famille, en l'occurrence *Pulicidae* qui les parasitent. Les *Ischnopsyllidae* sont cosmopolites et montrent deux sous familles, d'importance très inégale, *Thaumapsyllinae* et *Ischnopsyllinae* inféodées respectivement aux deux sous-ordres d'hôtes Mega- et Microchiroptères.

On peut même aller plus loin : l'origine éthiopienne des chauves-souris du genre *Rhinolophus* me paraît confirmée par la phénologie estivale de l'unique puce qui les parasite dans nos régions : *Rhinolophopsylla unipunctata* ; il semblerait d'ailleurs que les *Rhinolophopsylla* d'Afrique du Sud apparaissent également pendant la saison chaude, soit l'été austral<sup>2</sup>.

— Les *Vermipsyllidae*, holarctiques, présentent un cas voisin ; ils sont inféodés à deux rameaux d'origine commune : *Chaetopsylla* s'est restreint aux Carnivores ; *Vermipsylla* et *Dorcadia*, aux Ongulés.

1. Quelquefois par des moyens originaux : *Lagaropsylla turba* (*Ischnopsyllidae*) se fait véhiculer, du guano où elle a évolué à l'état larvaire à son hôte la chauve-souris *Cheiromeles torquatus*, par *Arizenia esau*, dermatopère hématophage aux dépens du même hôte.

2. Deunff et Beaucournu (1981) ont relevé des faits convergents chez les acariens *Spinturnicidae* de ces mêmes chauves-souris.

— les *Doratomyllinae* (*Hystrichopsyllidae*) sont présents dans toutes les régions du globe où ils parasitent les marsupiaux ou les insectivores.

## 2. — Les phénomènes de capture.

L'inféodation secondaire d'un parasite à un nouvel hôte, ou groupe d'hôte, est banal chez les Siphonaptères. Ce passage a pu se faire de multiples manières. Je puis citer entre autres :

a) *La prédation.* Les phénomènes de capture ayant la prédation pour origine sont innombrables et on peut penser que sans cela nous n'aurions jamais connu, parmi bien d'autres, ni les *Plasmodium*, ni les Trypanosomes en tant que parasite de vertébrés.

Toutefois, cette prédation « à tiroir » n'est pas applicable aux cas qui nous occupent. C'est un simple passage : l'hôte accidentel (le prédateur) devient hôte primaire, mais non primitif.

— *Ceratophyllus lunatus*, parasite de l'hermine *Mustela erminea*, dérive manifestement d'un *Ceratophyllus* d'oiseau, nicheur à terre de la toundra sans doute.

— Il est possible de voir de nos jours ce processus en marche : *Monopsyllus sciurorum* est phylétiquement, comme de fait, inféodé à *Sciurus vulgaris*. Mais il est presque impossible d'examiner son prédateur *Martes martes* sans trouver cette puce. Il me paraît certain que la marte constitue déjà un hôte vicariant.

b) *La fréquentation d'un même biotope* par des hôtes divers peut, soit montrer une communauté des parasites chez ces hôtes (nous en parlerons plus loin), soit entraîner une spéciation du parasite en plusieurs *taxa* indépendants.

C'est ainsi que les Procellariiformes nichant en terriers, des îles britanniques et d'Amérique du Nord, ont acquis *Ornithopsylla* et *Atenopsylla* de *Leporidae* primitifs, les « lapins » actuels hébergeant les genres voisins *Euhoplopsyllus*, *Cediopsylla* et *Spilopsyllus*. En zone méditerranéenne, ces mêmes oiseaux sont parasités par *Xenopsylla gratiosa*, étroitement apparentée aux *Xenopsylla* de *Gerbillidae* de cette même région.

*Palaeopsylla setzeri*, du Pakistan oriental, semble lié au campagnol souterrain *Hyperacrius*. Toutes les autres puces de ce genre sont parasites d'Insectivores fouisseurs (*Talpa...*) ou empruntant les galeries préétablies par les rongeurs (*Sorex...*).

c) *Extinction de l'hôte.* La plupart du temps, la disparition de l'hôte entraîne celle de ses puces. Heureusement, des impondérables jouent quelquefois : alors même que les paléontologistes n'avaient pas encore exhumé de gerbilles en Péninsule ibérique, j'avais récolté dans la province de Teruel *Rhadinopsylla masculana*, parasite strict, comme les formes voisines, de ces rongeurs. De nouveau, récemment, à Eivissa (ou Ibiza), la découverte d'une dent de *Gerbillus* fossile était signalée ; quelques mois plus tard je recevais, provenant précisément de cette île, un autre lot de *R. masculana* (Beaucourou et Alcover, sous presse). Bien sûr, ces 2 populations, l'une ibérique, l'autre des Pityuses, ont évolué ; dans leur spécificité évidemment, parasitant *microtidae* et *muridae*, dans leur morphologie également, méritant chacune plus qu'un statut de sous-espèce.

Un autre exemple existe avec *Xenopsylla cunicularis*, espèce jumelle de *X. ramesis*, dont la spéciation n'est due qu'à son passage sur le lapin de garenne en Europe méridionale : passage provoqué là encore par l'extinction des gerbilles.

Le cas de *Caenopsylla laptevi* également est intéressant. Deux sous-espèces en sont connues, isolées géographiquement par quelque 3.000 km, isolées morphologiquement par des critères plus génériques que spécifiques (les genitalia sont presque identiques), isolées enfin par leur spécificité (*C. l. laptevi* parasite le renard *Vulpes vulpes* en Asie mineure et centrale, *C. l. relicta* est inféodé au lapin de garenne en Provence et en Espagne). Je pense que la plus logique explication de ce fait (les deux autres *Caenopsylla* connues parasitent *Ctenodactylus*, rongeur primitif) est que cette puce était inféodée au précurseur de notre *Oryctolagus*. Celui-ci disparaissant, sauf dans l'extrémité occidentale du bassin méditerranéen, la puce en Asie a dû s'adapter au renard pour survivre ; le phénomène « de prédation » est ici exclus puisque ce même renard en Europe n'est pas parasité.

d) *Les phénomènes d'éclatement*<sup>1</sup>. J'avais retenu ce terme, faute de mieux, pour caractériser le cas de certains genres dont la spécificité varie d'une espèce à l'autre, cette variation n'ayant pas, actuellement, de justification satisfaisante. Ce phénomène est important faisant varier l'inféodation de l'hôte primitif jusqu'à l'hôte évolué.

*Echidnophaga (Pulicidae)* en est l'exemple le plus remarquable. Des dix-sept espèces semblant avoir une spécificité définie, 1 parasite les Oiseaux, 1 les Monotrèmes, 7 les Marsupiaux, 1 les Chiroptères, 2 les Ongulés, 2 les Carnivores, 1 les Lagomorphes et 4 les Rongeurs...

A une échelle plus modeste, certains genres considérés comme « récents » sont également éclectiques : *Callopsylla (Ceratophyllidae)* contient actuellement 10 espèces liées aux Rongeurs (essentiellement *Microtidae*) et aux Lagomorphes (*Ochotona*), 1 aux Carnivores (*Mustela*), 1 aux Insectivores (*Talpa*) et 6 aux Oiseaux (de l'Hirondelle au Gypaète); mais chaque espèce, prise individuellement, est sténoxène, voire même oioxène.

### 3. — Spécificité écologique.

J'entends par là le fait pour un parasite d'être plus inféodé à un microclimat qu'à un parasite (et je serai tenté d'y voir une réminiscence atavique) : en conséquence tous les mammifères évoluant dans ce biotope seront susceptibles d'être parasités.

Dans nos régions, le plus bel exemple est représenté par les *Ctenophthalmus s. sto.* qui, à l'exclusion de quelques taxa spécifiques (*C. bisocodentatus* de la taupe, *C. solutus* du mulot, *C. apertus* du campagnol méditerranéen) se rencontrent sur les diverses familles de rongeurs, d'insectivores et sur les carnivores pouvant s'intégrer dans leur biocénose (*Mustela nivalis* essentiellement) : je pense que le dénominateur commun est le nid souterrain à forte hygrométrie.

Mais d'autres exemples sont facilement notés : *Hystrichopsylla talpae* montre un cas analogue à celui de *Ctenophthalmus s. sto.*; *Dasyopsyllus gallinulae (Ceratophyllidae)* est parasite de tous les oiseaux dont le nid maintient une hygrométrie importante par sa texture; *Monopsyllus sciurorum (Ceratophyllidae)*, en plaine et là où manque *Myozopsylla*, se développe aux dépens de tous les mammifères à nids aériens, *Sciurus*, *Eliomys*, *Glis*, *Muscardinus* et même nous l'avons vu *Martes*, ce qui pose sous un autre angle le problème de la spécificité de cette puce.

Je crois que pour clore ce commentaire des rapports entre la spécificité et la phylogénie des hôtes, le mieux est de citer la conclusion de Hopkins sur ce sujet au 1<sup>er</sup> Symposium :

« En résumé, le fait que les puces soient non parasites avant l'émergence de l'adulte et que, jusqu'à ce moment elles soient entièrement influencées par des facteurs ambiants nettement indépendants de la phylogénèse de l'hôte, aboutit à une liberté de transfert d'un groupe d'hôte à un autre, rendant flou le schéma originel d'association à tel point que la corrélation actuelle est quasiment inexploitable en tant qu'indicateur de la phylogénèse des hôtes et presque jamais fiable pour la chronologie des associations ».

### BIBLIOGRAPHIE

- BEAUCOURNU (J. C.), 1969. — Quelques cas de tératologie chez les Siphonaptères. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 44, 173-196.
- BEAUCOURNU (J. C.), 1974. — Sur les *Typhloceras* et *Atyphloceras* de France (*Siphonaptera, Hystrichopsyllidae*). *Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.)*, 10, 129-148.
- BEAUCOURNU (J. C.), 1976. — *Contribution à l'étude des Siphonaptères de Mammifères du Nord-Ouest de la Région méditerranéenne (France, Italie, Péninsule ibérique)*. Thèse d'État Doct. Sciences, Rennes, 284 pp. + planches.

1. Ce cas correspond au « spectre incohérent » (Chabaud, présent Symposium, p. 73).

- BEAUCOURNU (J. C.), 1981. — Les ectoparasites du lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus* : apports à son histoire. *Bull. mens. O.N.C.*, n° sp., 23-35.
- BEAUCOURNU (J. C.) et ALCOVER (J. A.), 1982. — Siphonaptera of small terrestrial mammals. In : Pityusic Islands, *Monographiae Biologicae*, sous presse.
- DEUNFF (J.) et BEAUCOURNU (J. C.), 1981. — Phénologie et variations du dermecos chez quelques espèces de *Spinturnicidae* (Acarina, Mesostigmata). *Ann. Parasit. hum. et comp.*, 56, 203-224.
- HOPKINS (G. H. E.), 1957. — Host-associations of Siphonaptera. (*Premier Symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés*, 324 pp.), 64-87.
- HUMPHRIES (D. A.), 1967. — Function of combs in ectoparasites. *Nature*, 215, 319.
- JORDAN (K.), 1947. — On some phylogenetic problems within the order of Siphonaptera. *Tijdschr. Ent.*, 88, 79-93.
- LAUNAY (H.), 1981. — Données préliminaires sur l'écologie de *Xenopsylla cunicularis* Smit, 1957 (Siphonaptera, Pulicidae) parasite du lapin de garenne. *Ann. Parasit. hum. et comp.*, sous presse.
- LAUNAY (H.), 1981. — Adaptations morphologiques et convergences de la griffe tarsale chez les siphonaptères. *Ann. Par. hum. comp.*, en préparation.
- MARSHALL (A. G.), 1980. — The function of combs in ectoparasitic insects. In *Fleas, Proceedings Intern. Conference Fleas*, Juin 1977, Traub et Starcke, éd., 79-87.
- ROTHSCHILD (M.), 1975. — Recent advances in our knowledge of the order Siphonaptera. *Annual Rev. Entomology*, 20, 241-259.
- SMIT (F. G. A. M.), 1972. — On some adaptive structures in siphonaptera. *Folia Parasitologica*, 19, 5-17.
- TRAUB (R.), 1981. — Some adaptive modifications in fleas. In *Fleas, Proceedings Intern. Conference Fleas* Juin 1977, Traub et Starcke, éd., 33-67.
- TRAUB (R.) et EVANS (T. M.), 1967. — Descriptions of new species of hystriechopsyllid fleas, with notes on arched pronotal combs, convergent evolution and zoogeography (Siphonaptera). *Pacif. Insects*, 9, 603-677.

## DISCUSSION

- MAS-COMA. — Vous avez parlé d'un phénomène très curieux et extrêmement intéressant du point de vue évolutif : une espèce de puce qui présente la particularité de ne pas évoluer si l'hôte est castré. J'aimerais bien savoir comment s'explique ce phénomène et s'il y a des cas semblables chez d'autres ectoparasites ?
- AESCHLIMANN. — On observe un phénomène similaire chez les Mallophages.
- FAIN. — Le phénomène est fréquent chez les Acariens.
- HOFFSTETTER. — Les Puces peuvent-elles apporter des renseignements sur les rapports entre les Primates de l'Ancien Monde et ceux du Nouveau Monde ?
- BEAUCOURNU. — Non. Il n'y a pas de puces chez les Singes ; la puce de l'Homme est un parasite de Carnivore (Renard et Blaireau) dans la zone paléarctique ; dans la zone néarctique, elle est beaucoup plus humaine ; le spectre d'hôtes est différent.